LES RAPPORTS ANATOMIQUES DU MEMBRE PELVIEN VESTIGIAL CHEZ LES SQUAMATES SERPENTIFORMES

(suite)

Par J. P. GASC

B. — Python sebae (Seba).

Ce grand boïdé montre de chaque côté de l'ouverture cloacale, une forte griffe à direction postéro-ventrale. Cet organe fait plus ou moins saillie hors du tégument dans lequel il peut être partiellement rétracté. Beaucoup plus développé chez le mâle, il joue, selon plusieurs observateurs (Davis, 1936; Smith, 1939; Stickel, 1946), un rôle lors de l'accouplement.

Le cloaque est très postérieur, la queue, courte, ne représentant que 11 % de la longueur totale du corps.

1) L'AXE VERTÉBRAL.

Le nombre des vertèbres précloacales est toujours très grand (252, pour l'exemplaire injecté). Chacune, depuis la 4^e, porte une paire de côtes libres. Les sept dernières recouvrent le membre.

La dernière côte libre, dirigée vers l'arrière comme la précédente, est bifurquée distalement en une branche dorsale et une branche ventrale, formant ainsi une lymphapophyse. Les quatre vertèbres suivantes portent des lymphapophyses soudées se plaçant progressivement dans un plan transversal.

Aucune de ces côtes n'entre en contact avec le membre qui gît, comme nous l'avons dit plus haut, en dedans des côtes précédentes. Il est donc impossible de désigner une vertèbre sacrée. La côte suivant la dernière (5e) lymphapophyse est une simple côte soudée ou pleurapophyse. Les hémapophyses, soudées au centrum vertébral, et jamais réunies en os chevron, apparaissent sur la 5e vertèbre après la dernière lymphapophyse.

Le cœur lymphatique est une longue chambre reposant entre la série des quatre fourches lymphapophysaires fixes et atteignant, par son bord antérieur, la fourche libre.

Le « Nebenthorax » ou Parathorax s'étend sur cinq vertèbres ; il n'ap-

paraît plus aucune trace d'une région sacrée. Le rejet caudal des hémapophyses peut surprendre; en effet, nous les avions vues apparaître dans la région cloacale chez Anguis. Ce caractère peut s'expliquer par la présence, chez Python, de volumineuses glandes odoriférantes, les deux sacs anaux, qui s'étendent sous la forme de cylindres allongés à bouts arrondis, sur la face ventrale de l'axe vertébral, de chaque côté de la ligne médiane. ils s'ouvrent vers l'avant au fond d'une crypte située à la commissure de l'ouverture cloacale. L'artère caudale circule entre les deux sacs anaux, sans aucun autre dispositif propre à la protéger des compressions musculaires. Cependant chez certains Ophidiens, pourvus de sacs anaux, les hémapophyses apparaissent dès le cloaque, et même parfois en avant.

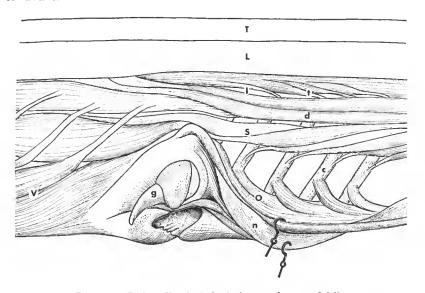


Fig. 5. — Python. Vue latérale droite, couche superficielle.

c, côte; d, dernier faisceau de l'iliocostal du tronc s'attachant en avant sur la 8e avant dernière côte libre; g, griffe de l'appendice cloacal; I, colonne musculaire de l'iliocostal; L, colonne musculaire du long dorsal; n, nappe musculaire sous-cutanée s'épanouissant autour de la griffe; O, colonne musculaire de l'oblique, ici costocutané; S, colonne musculaire du supracostal; T, colonne musculaire du transversaire épineux; t, tendons intermédiaires des derniers faisceaux de l'iliocostal du trone; V, musculature hyposomatique ventrale de la queue (Les tendons superficiels se perdent dans l'aponévrose recouvrant l'iliocostal de la queue, les tendons médians, ici invisibles, s'attachant sur la face ventrale des lymphapophyses et pleurapophyses).

2) La ceinture et le membre pelvien.

Le squelette des appendices cloacaux est constitué par trois pièces :

a) une baguette osseuse cylindrique, légèrement coudée vers l'extérieur, s'étendant obliquement d'avant en arrière et de haut en bas, au dedans des six dernières côtes libres, la première lymphapophyse exceptée.

Son extrémité craniale est coiffée par une petite pièce cartilagineuse au trajet sigmoïde. Son extrémité caudale, évasée, reçoit :

- b) une pièce cartilagineuse, jouant à la fois le rôle d'un ménisque articulaire et d'un processus dorsal, en éperon, qui sépare la musculature intrinsèque latérale de la musculature médiale. Un petit point de calcification peut apparaître chez les individus de grande taille, dans la portion articulaire de ce cartilage;
- c) un os distal, de forme complexe, grossièrement hélicoïdal et en même temps coudé vers l'extérieur, que termine une forte griffe cornée. L'en-

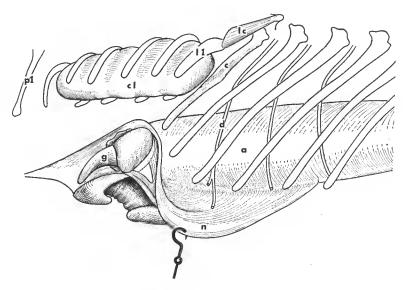


Fig. 6. — Python sebae 3. Position relative de l'appendice pelvien et des côtes. Vue latérale.

a, enveloppe conjonctive de l'appendice; c, dernière côte libre non bifurquée (dernière côte troncale); c.l., cœur lymphatique; d, dernière branche rachidienne ventrale du tronc; g, griffe; l1, première lymphapophyse (libre); l.c., dernier faisceau du levator costae; n, nappe musculaire ventrale s'épanouissant autour de la griffe; p 1, première pleurapophyse.

semble de l'appendice est enveloppé dans une membrane relativement épaisse. Une nappe musculaire naît, en dedans des côtes sur la face latéroventrale de cette membrane, contourne vers l'avant et en dehors l'extrémité des dernières côtes passant sur leur face externe le long des derniers faisceaux de l'oblique externe (costo-cutané) et s'épanouit en collerette autour de la base de la griffe. Si l'on suppose un déplacement de la région proximale des appendices (ilion?) en direction craniale et en dedans des côtes, cette nappe musculaire et l'enveloppe membraneuse sur laquelle elle s'insère pourraient représenter le derme et sa musculature entraînés en dedans des dernières côtes.

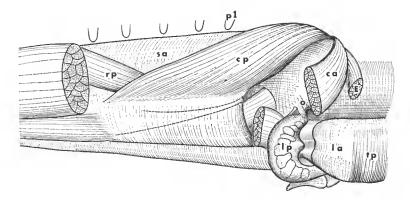


Fig. 7. - Python sebae 3. Musculature péricloacale. Vue 3/4 ventrale.

c.a., muscle compresseur antérieur du sac anal; c.p., muscle compresseur postérieur du sac anal; E, muscle extrinseque de l'appendice cloacal; l.a., l.p., lèvres antérieure et postérieure de l'ouverture cloacale; o, orifice du sac anal; p 1, extrémité de la lère pleurapophyse; r.p., muscle rétracteur du pénis; s.a., sac anal.

La musculature attachée aux pièces squelettiques comprend cinq muscles, dont un seul extrinsèque. D'Alton en a décrit sept chez *P. molurus* et Bellairs, cinq chez *Trachyboa*. Nous les nommerons A, B, C, D et E.

A. Le long de la face latérale de la baguette proximale naît un faisceau de fibres dirigé vers l'arrière et vers le bas, au niveau de la pièce cartilagineuse intermédiaire, il passe sur la face ventrale et s'insère à la base de la griffe.

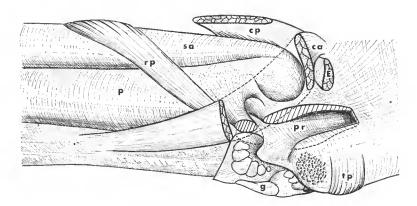


Fig. 8. - Python sebae 3. Musculature péricloacale. Vue 3/4 ventrale.

c.a., muscle compresseur antérieur du sac anal; c.p., muscle compresseur postérieur du sac anal; E, muscle extrinsèque de l'appendice cloacal; g, griffe; p, hémipénis droit; pr., proctodaeum; r.p., muscle rétracteur du pénis; s.a., sac anal droit; t.p., muscle transverse du périnée.

- B. Le deuxième faisceau naît sur toute la face ventrale de la baguette proximale et s'insère, comme le précédent, sur la base de la griffe, mais plus médialement. Il est extenseur de la griffe. Quelques fibres profondes unissent ventralement l'extrémité proximale, cartilagineuse, à l'extrémité distale de la baguette.
- C. Le troisième faisceau naît sur toute la facc médiale de la baguette proximale et s'insère sur un petit méplat dorsal, à la base de la griffe. Il est séparé du groupe précédent par le processus dorsal cartilagineux. Son rôle paraît être celui d'un fléchisseur de la griffe.
- D. Le quatrième faisceau est une bride oblique, très courte, coulissant par-dessus le processus dorsal, qui unit la base de la griffe, sur la face latérale, à l'extrémité distale de la baguette osseuse, sur la face dorsale. Il fonctionnerait en abducteur de la griffe.
- E. Le cinquième faisceau musculaire naît sur le côté de la carène hémale de toutes les vertèbres cloacales et, dirigé transversalement vers l'extérieur, il passe en avant du muscle antérieur du sac anal, longe la paroi caudale de la loge appendiculaire pour gagner le processus médioventral de la pièce osseuse distale. Il est à la fois suspenseur et adducteur de l'appendice.

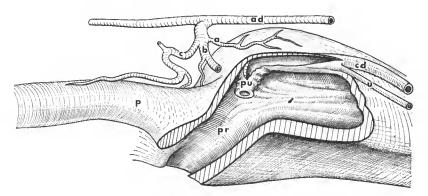


Fig. 9. — Python sebae 3. Les trones principaux de la vascularisation artérielle dans la région cloacale.

a, tronc mésentérique dorsal; a.d., aorte dorsale; b, tronc latéral; c, tronc post-cloacal; c.d., canal déférent; p, hémipénis droit; p.r., proctodaeum; p.u., papille urogénitale; u, uretère.

3) La musculature propre à la région cloacale.

Les muscles compresseurs du sac anal naissent : l'antérieur, sous le centrum de la dernière vertèbre précloacale, le postérieur sous les trois premières cloacales. Le premier épouse la convexité antérieure du sac et gagne ventralement et vers l'arrière la ligne médiane de la queue, au-dessous de la musculature caudale ventrale (fig. 7). Le deuxième suit le bord caudal du premier et s'attache sur un fascia recouvrant l'hé-

mipénis. Ces deux muscles sont donc aussi des compresseurs de l'hémipénis et jouent peut-être le rôle de protracteurs de cet organe. Le muscle rétracteur de l'hémipénis naît sur la face ventrale des 7° et 8° pleurapophyses, contourne le sac anal obliquement vers l'avant et vers le bas, passe sous la base de l'organe copulateur à laquelle il s'attache.

4) L'Innervation.

Les terminaisons nerveuses gagnant la région cloacale sont issues, chez le Python, de trois nerfs rachidiens. Ce sont les trois premiers nerfs cloacaux : le premier sort en avant de la vertèbre portant la première

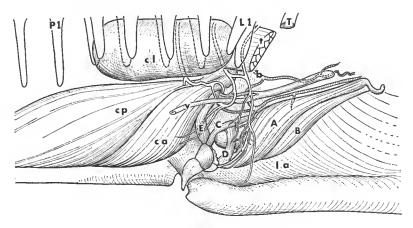


Fig. 10. — Python sebae 3. Représentation de la région cloacalc. Rapports de l'appendice avec l'axe vertébral, les troncs nerveux et vasculaires, les muscles compresseurs du sac anal.

b., tronc artériel recto-pelvien; B, muscle intrinsèque ventral; C, muscle intrinsèque dorso, médial; c.a., muscle compresseur antérieur du sac anal; C. 1., cœur lymphatique; c.p. muscle compresseur postérieur du sac anal; D, muscle intrinsèque oblique; E, muscle extrinsèque; l.a., loge appendiculaire; L₁, première lymphapophyse (articulée); P₁, première pleurapophyse caudale; t, muscle transverse de l'abdomen (m. transversus abdominis); T, dernière côte libre non bifurquée; V, veine latérale de la queue.

lymphapophyse (libre), et située topographiquement en avant de l'ouverture cloacale. Les échanges entre ces trois troncs permettent de parler d'un « plexus cloacal ». Celui-ci se divise en deux parties : l'appendice et la lèvre craniale du cloaque sont innervés par un premier tronc formé par la réunion des deux premiers, les muscles du sac anal par des branches issues de l'union du 2^e et 3^e nerf et du 3^e seul. Les muscles moteurs des hémipénis sont d'autre part innervés par les nerfs spinaux post-cloacaux.

Le premier nerf chemine sur la face ventrale de la première lymphapophyse, au-dessus du plan musculaire pariétal le plus profond (transverse de l'abdomen). A l'extérieur de la lymphapophyse, il s'unit à une branche issue du 2^e nerf, croise la face ventrale de la veine caudale externe

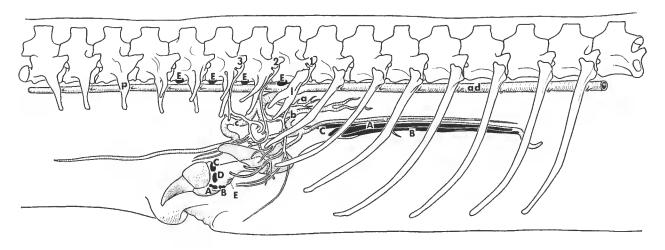


Fig. 11. — Python sebae 3. Ostéologie de la région eloacale. Trajets vasculaires et nerveux. Insertions musculaires.

a, artère mésentérique postérieure ; a.d., aorte dorsale ; h, artère recto-pelvienne ; e, artère post-cloacale ; l, première lymphapophyse ; p, première pleurapophyse.

A.B.C.D.E. insertions des museles appendieulaires.

ct se divise en deux branches : une craniale suivie par une ramification artérielle innervant les muscles A, B et se terminant dans le tissu érectile de la lèvre cloacale antérieur et dans le muscle transverse du périnée ; une caudale innervant les muscles C et D.

Le second nerf suit la face ventrale de la 2º lymphapophyse en dedans du muscle pariétal le plus profond et apparaît entre le bord antérolatéral du cœur lymphatique au-dessus, et le muscle antérieur du sac anal en-dessous. Il se bifurque, donnant une branche au précédent, puis un rameau innervant le muscle adducteur de l'appendice (E), passe sur la face latérale du tronc veineux externe et plonge en direction médiale, accompagné par une branche artérielle. Il donne alors deux rameaux innervant le muscle antérieur du sac anal, puis remontant dorsalement, il s'anastomose avec le 3º nerf, décrivant ainsi une arcade ouverte dorsalement.

Ce dernier, longeant la face ventrale de la 3e lymphapophyse, sort au niveau du tiers antérieur du cœur lymphatique entre cclui-ci au-dessus, et les muscles du sac anal au-dessous. Il donne une branche plongeant entre les deux muscles et prend une direction craniale; après avoir contracté une anastomose avec le 2e nerf et épousé la convexité antérieure du muscle du sac anal, il plonge dans la région médianc.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Il ne saurait être question ici d'autre chose que d'une description fidèle, base indispensable dans l'étude de séries parallèles. Nous ne dégagerons donc aucune tentative d'homologation des parties squelettiques et des muscles connexes entre l'Orvet et le Python.

Par contre, nous pouvons mettre en relief les caractères essenticls de la région étudiée chez l'un et l'autre.

1. Ostéologie.

a) L'Orvet possède un nombre assez élevé, mais non fixe, de vertèbres; au scin de la famille des Anguidés aucun genre n'a cependant moins de 30 vertèbres présacrées. Il est encore loin des maxima enregistrés chez les Lacertiliens (Cadea palirostrata, Amphibénidés, 140 vertèbres précloacales).

La ceinture vestigiale s'attache sur une seule côte sacrée, permettant de définir une région sacrée s.s. réduite à une vertèbre. Mais les côtes soudées portées par cette vertèbre et la suivante (présumée seconde sacrée déchue de sa fonction) sont bifurquées distalement (lymphapophyses), formant un berceau protecteur pour le cœur lymphatique postérieur. Un canal transversal met en communication, à travers la base de chaque lymphapophyse, la cavité contractile et le sinus lymphatique médian sous-vertébral. Une région morphologique vertébrale particulière se constitue : la région cloacale, « Nebenthorax » (Weber, 1835; Cli-

GNY, 1899) ou Parathorax, s'étendant ici sur deux vertèbres. Dans ce cas particulier notons que la première cloacale est en même temps la vertèbre sacrée et que la deuxième, représentant probablement la seconde sacrée, n'en porte pas moins une paire d'hémapophyses, forme caudale des hypocentres vertébraux. Ces faits appuient l'hypothèse d'un allongement du tronc par déplacement du territoire morphogénétique pelvien en direction caudale. La queue est longue. La première fissure autotomique paraît rejetée en arrière (sur la 17e vertèbre caudale) quand on compare sur ce point l'Orvet à des formes voisines dont les membres sont présents (5e à 7e chez Gerrhonotus, Diploglossus). Le membre postérieur n'apparaît pas chez l'adulte 1. La ceinture, baguette aux contours légèrement sinueux, ne montre aucune trace de suture entre plusieurs os. Elle ne constitue qu'une armature pour la commissure cloacale et un relais dans les faisceaux longs de la musculature.

b) Le nombre des vertèbres précloacales du Python est parmi les plus forts enregistrés chez les Serpents et même dans l'ensemble des Vertébrés.

Il n'y a plus trace de région sacrée. La région cloacale s'étend par contre sur cinq vertèbres, comprenant une vertèbre à lymphapophyses libres et quatre à lymphapophyses soudées; toutes sont bifurquées depuis leur base. Les cœurs lymphatiques sont allongés entre les longues branches de ces fourches. Il n'y a pas de canal transversal, le parathorax dépasse, dans sa moitié antérieure, le niveau de l'ouverture cloacale. Les hémapophyses, soudées au centrum, apparaissent sur la cinquième caudale. Toute trace d'autonomie est absente. La queue est relativement courte.

Les vestiges appendiculaires comprennent une baguette osseuse cylindrique (processus antérieur de Bellairs, 1950), située en dedans des dernières côtes troncales et un os (fémur?) s'articulant à l'extrémité postérieure de cette baguette par l'intermédiaire d'un volumineux cartilage. Une griffe recourbée ventralement coiffe l'extrémité de cet os, faisant saillie hors du tégument de chaque côté de l'ouverture cloacale.

2. Musculature.

a) Comme nous l'avons dit plus haut, la ceinture pelvienne joue, chez l'Orvet le rôle de charnière de la fente cloacale et d'interruption pour une partie des faisceaux longs de la musculature anale. Mais, hormis cette particularité, on ne retrouve pas de difficulté majeure dans l'homologation des nombreux muscles de la région cloacale à ceux des Lacertiliens possédant des membres postérieurs. Les muscles propres à ces derniers sont absents, à l'exception d'un faisceau unissant la face latérale du premier os chevron au tendon latéral d'insertion du transversus perinei, qui représente un caudo-femoralis.

^{1.} Born (1883) et Raynaud (1962) ont montré qu'il y avait dégénérescence des bourgeons appendiculaires chez l'embryon à partir d'un stade ontogénique précis.

b) Quatre muscles intrinsèques, enveloppés dans une enveloppe membraneuse, réunissent entre elles les parties constitutives de l'appendice cloacal du Python. Leur forme est modelée sur le squelette; ce sont, semble-t-il, essentiellement des moteurs de la pièce terminée par la griffe. Un cinquième muscle établit le seul lien avec l'axe vertébral, s'insérant sur les faces ventrales des centra cloacaux. Remarquons toutefois que cet appendice est relié au tégument par une nappe musculaire s'épanouissant caudalement en collerette autour de la base de la griffe, et s'invaginant cranialement en dedans des côtes pour entrer en continuité avec l'enveloppe membraneuse externe des muscles intrinsèques. Ceci est peut-être la marque d'un déplacement de l'appendice ayant entraîné en dedans des côtes une partie du derme et de la musculature souscutanée.

Les appendices ne paraissent pas intervenir dans l'ouverture et la fermeture de l'ouverture cloacale et se servent pas de relais pour la musculature axiale.

3. Innervation et vascularisation.

a) L'innervation de la région cloacale ne permet pas, chez l'Orvet, de reconnaître les grands troncs rachidiens ventraux constitutifs du plexus lombo-sacré des Lacertiliens. Trois nerfs seulement, au lieu de cinq à sept, participent à la constitution du plexus. Il pourrait s'agir des trois derniers : en effet, les trois premiers (plexus lombaire), formant les nerfs obturateur et fémoral, innervent uniquement des muscles de l'autopode, ici absent.

Chez l'Orvet, le premier (1) innerve les muscles transverse du périnée, transverse caudal du cloaque et caudo-fémoral; le second (2), les muscles dilatateurs du cloaque (médian et latéral), transverse cranial du cloaque, oblique du cloaque, rétracteur de l'hémipénis rétracteur du cloaque, ischio-caudal; le troisième (3), le muscle ilio-caudal. Tous ces muscles sont innervés, chez les Lézards à membres développés, à partir des nerfs sciatique, pudendique et des premiers nerfs caudaux.

Cette région est irriguée par deux troncs postérieurs aux dernières artères rénales; chez les Lacertiliens à membres développés, les artères rénales sont au contraire postérieures par rapport aux troncs iliaques. Le premier tronc quitte l'aorte dorsale au niveau de l'avant-dernière troncale, se dirige vers l'arrière et en dehors, gagnant la pointe du dernier lobe rénal. Il donne alors une artère ventrale gagnant vers l'avant la surface du rectum (a. mésentérique postérieure?), puis, ce tronc (artère iliaque commune) passe entre l'ilion et l'uretère et se divise en une artère iliaque externe, de petit calibre, circulant d'abord le long du bord caudal de la baguette pelvienne puis jusqu'à l'insertion du droit abdominal, et une artère iliaque interne, de plus fort calibre, qui se distribue d'une part, horizontalement vers l'arrière aux muscles rétracteur du cloaque et caudo-fémoral et d'autre part, latéro-ventralement, puis caudalement avec de très nombreux contours, à la région péricloacale, se terminant le long de l'hémipénis (artère pudendique).

Le second tronc est constitué par une petite artère profonde sortant entre les deux vertèbres cloacales et descendant ventralement jusqu'à la lèvre caudale.

b) Le Python possède un plexus cloacal constitué par trois nerfs rachidiens, sortant en avant des trois premières vertèbres cloacales. On peut y distinguer deux portions : la première, formée par la réunion du premier nerf à un filet du second, innerve la musculature intrinsèque de l'appendice (muscles A, B, C, D), la lèvre cloacale antérieure et le transverse du périnée ; la seconde, union du deuxième nerf et d'un filet du troisième, innerve le muscle extrinsèque de l'appendice (muscle E) et le muscle antérieur du sac anal. Tous les autres muscles de la région sont innervés par des branches rachidiennes isolées.

L'irrigation artérielle s'effectue à partir d'un tronc unique, volumineux, dirigé vers l'arrière quittant l'aorte dorsale au niveau de la première vertèbre cloacale. Trois branches principales s'en détachent :

- a) une petite artère gagne vers l'avant la paroi dorsale du rectum, dans la région de sa convexité terminale (artère mésentérique postérieure);
- b) une branche volumineuse gagne vers l'avant l'extrémité de la première lymphapophyse et se divise en une partie cranio-médiale irrigant la paroi du rectum au niveau de la papille uro-génitale et une partie latérale se distribuant à l'appendice pelvien et à la paroi caudale de sa loge (artère sub-pelvienne);
- c) une branche contournée décrit un S au-dessous du cœur lymphatique, distribuant quelques rameaux aux organes voisins (sac anal), puis gagne la face dorsale de l'hémipénis le long duquel elle s'épuise en ramifications transversales (artère pudendique).

Laboratoire d'Anatomie Comparée, Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.

BIBLIOGRAPHIE

- Bellairs, A. D'A., 1950. The limbs of snakes. Brit. J. Herp., 4, pp. 73-83.
- Benjamin, O. J. et J. P. Gasc, 1964. Sur une technique d'injection vasculaire permettant à la fois l'observation radiographique et la corrosion. Bull. Mus. nat. Hist. nat., 3, pp. 412-414.
- Chapman, E. D. et R. E. Conklin, 1935. The lymphatic system of the snakes. J. Morph., 58, pp. 385-417.
- CLIGNY, A., 1899. Vertèbres et cœurs lymphatiques des Ophidiens. Bull. Sc. France et Belgique, 32, 1, pp. 341-461.
- Cope, E. D., 1892. On degenerative types of scapular and pelvic arches in the Lacertilia. J. Morph., 7 (2), pp. 223-244.
- D'Alton, 1834. Beschreibung des Muskel-system einer Python bivittatus. J. Muller's Arch.

- Duerdeen, 1922. Degenerations of limbs in South African serpentiform lizards. S. Afri. J. Sci., 19.
- et R. Essex, 1923. The pelvic girdle in the snake Glauconia. Ibid., 20.
- Essex, R., 1927. Studies in reptilian degeneration. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 879-945.
- FÜRBRINGER, M., 1870. Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den Schlangenähnlichen Sauriern. Berlin, Leipzig, W. Engelmann ed., 58 p.
- Gadow, H., 1882. Beiträge zur Myologic der hinteren Extremitäten der Reptilien. Morph. Jahrb., 7, pp. 329-466.
- Humphry, G. M., 1872. Notes on the muscles of the glass-snake (*Pseudopus pallasii*). J. Anat. Physiol., 6, pp. 287-292.
- MAYER, 1829. Fernere Untersuchungen die hintern Extremität die Ophidier. Zeitsch. F. Physiol. (Tiedemann und Treviranus), 3, pp. 249-256.
- MLYNARSKI, M. et L. Madej, 1961. The rudimentary limbs in Aniliidae (Serpentes). Brit. J. Herp., 3 (1), 6 p.
- Nishi, S., 1919. Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln des Beckenausganges, Musculus exitus pelvis. Arb. Anat. Inst. Univ. Sendai, 3, pp. 1-72.
- RAYNAUD, A., 1963. La formation et la régression des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (Anguis fragilis L.). Observations effectuées sur les ébauches des membres postérieurs. Bull. Soc. Zool. France, 88, pp. 299-324.
- Salle, O., 1881. Untersuchungen über die lymphapophysen von Schlangen und Schlangenähnlichen Saurien. Göttingen.
- Severtsov, A. N., 1931. Stüdien über die Reduktion der Organe der Wirbeltiere. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat., 53, pp. 611-699.
- STOKELY, P. S., 1947. Limblessness and correlated changes in the girdles of a comparative morphological series of lizards. Amer. Midl. Nat., 38, pp. 725-754.